CARACTÉRISTIQUES DE CROISSANCE ET MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE EN FORÊT DENSE DU GABON DE LA « LIANE À EAU » TETRACERA ALNIFOLIA Willd. (DILLENIACEÆ)

G. Caballé

Caballé, G. — 18.03.1980. Caractéristiques de croissance et multiplication végétative de la « liane à eau » Tetracera alnifolia Willd. (Dilleniaceæ), *Adansonia*, ser. 2, 19 (4) : 467-475. Paris. ISSN 0001-804X.

Résumé : *Tetracera alnifolia*, liane ligneuse, présente en forêt dense gabonaise une répartition géographique en agrégats, conséquence directe du fractionnement de la plante dans les stades juvéniles. Les populations ainsi formées constituent de véritables clones.
Un certain nombre de conditions sont nécessaires à ce fractionnement, et il arrive de rencontrer, çà et là, des individus isolés.

Abstract : *Tetracera alnifolia*, a woody climber, is distributed in clumps within the Gabon rain forest; this directly results from the breaking up of juvenile plants. Populations so generated are true clones.
Certain conditions being required to induce this breaking up, one can observe here and there isolated individuals.

Guy Caballé, Département de Biologie, Université Nationale du Gabon, B.P. 911, Libreville, Gabon.

INTRODUCTION ET GÉNÉRALITÉS

Tetracera alnifolia Willd.[1] est une des grandes lianes ligneuses de la forêt gabonaise. A l'âge adulte elle peut atteindre et même dépasser des diamètres de 30 cm. Elle s'élève le plus souvent jusqu'à la cime des plus grands arbres, et sa progression en hauteur dans le sous-bois forestier suit une direction verticale. Ce dernier caractère est à souligner car, finalement, peu de lianes présentent une progression verticale aussi nette. Dans bien des cas les lianes de la grande forêt atteignent la voûte par paliers successifs ou en suivant franchement un trajet oblique comme *Entada gigas* (Caballé, en préparation). Si nous insistons quelque peu, ici, sur les trajets suivis par les lianes dans le sous-bois, c'est parce que nous sommes convaincu qu'il sera possible bientôt non seulement de les caractériser et partant de les décrire, mais également de les expliquer dans un grand nombre de cas.

Tetracera alnifolia est une espèce connue et recherchée par les populations locales et les forestiers car c'est une « liane à eau ». Une incision de la tige provoque un sifflement caractéristique qui rappelle le bruit d'une bouteille de soda que l'on débouche. Pour obtenir l'écoulement de sève il faut inciser une deuxième fois la tige pour rompre la colonne de liquide.

1. Spécimen de référence : *Caballé 145* (déposé à l'Université Nationale du Gabon).



Pl. 1. — **Tetracera alnifolia** Willd. Quelques caractères de reconnaissance : **1**, coupe transversale de la tige (16.10.1978); **2**, écoulement (16.10.1978); **3**, infrutescence (14.6.1978); **4**, rhytidome (11.6.1978); **5**, tige adulte dans le sous-bois (11.6.1978).

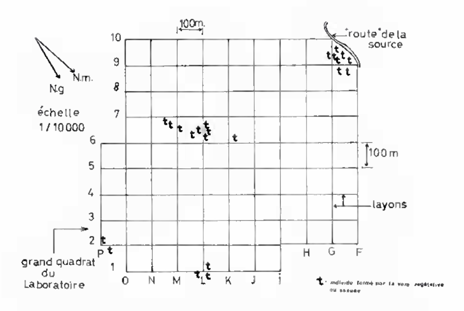


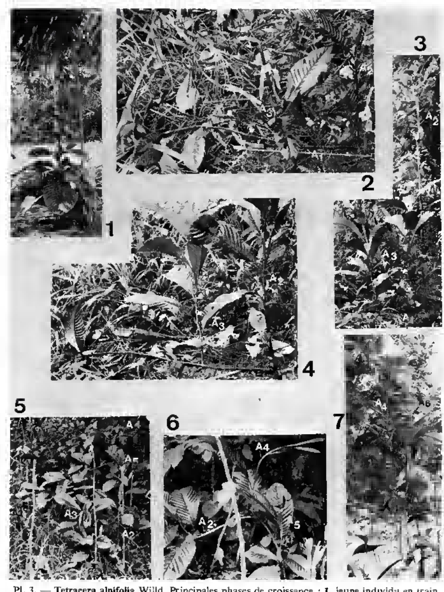
Fig. 2. — Exemple de répartition de **Tetracera alnifolia** Willd. dans le sous-bois de la forêt dense.

On est surpris par la limpidité de cette sève ainsi que par le débit obtenu. La Pl. 1 rassemble quelques caractères de reconnaissance dont une coupe transversale de la tige (Pl. 1, *1*) et l'écoulement produit (Pl. 1,*2*). Sans rentrer dans des détails anatomiques, il apparaît nettement que le grand nombre de vaisseaux conducteurs et leur taille — on les voit à l'œil nu! — suffit à expliquer l'abondance de cet écoulement.[1]

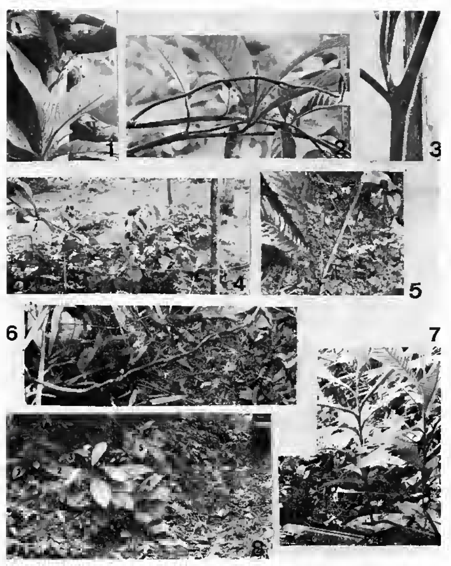
L'aire générale de répartition géographique de *T. alnifolia* est vaste puisqu'elle couvre l'ensemble du massif forestier guinéo-congolais. Au Gabon, on la trouve en général par petits groupes en forêt. C'est donc une espèce assez commune. Un exemple de répartition est présenté (Fig. 2). Il a été réalisé sur le grand quadrat du Laboratoire de Primatologie et d'Écologie Équatoriale (C.N.R.S.) à Makokou, dans le nord-est du pays. Il prouve que les individus sont répartis selon des agrégats. A notre avis, deux causes principales concourent à l'établissement et la réalisation de cette répartition : les conditions de milieu lors de l'installation de l'espèce (trouées et chablis) et la stratégie de croissance mise en œuvre par *T. alnifolia*. De toute évidence ces deux causes paraissent liées.

En outre *T. alnifolia* occupe, de préférence et à l'âge adulte, des stations forestières assez stables dont la voûte est fermée et moyennement haute

1. Toutes les photographies présentées dans l'article sont de l'auteur.



Pl. 3. — **Tetracera alnifolia** Willd. Principales phases de croissance : **1**, jeune individu en train d'acquérir le port lianescent. L'extrémité de la tige seule est volubile et présente des entre-nœuds longs. Du fait de l'absence de support, l'ensemble est penché et la tige est recourbée vers le bas (16.6.1977); **2**, l'ensemble a basculé, la tige principale A_1 est maintenant couchée. Les bourgeons axillaires ont donné des axes feuillés orthotropes (A_2, A_3, etc.) (24.12. 1976); **3-4**, les axes A_2 et A_3 ont grandi. A_2 atteint à présent 1,86 m de hauteur, sa partie supérieure, lianescente, s'est enroulée autour d'un piquet. A_3, plus petit (61 cm), conserve encore un port arbustif (1.4.1977); **5-6**, A_2 s'est détaché de son support et retombe au sol. Il porte douze petits rameaux feuillés. Un d'entre eux, A_4, situé au niveau de la courbure, a bien émergé. L'ascension verticale de l'ensemble se poursuit donc. A noter que A_3 accuse un important retard de croissance par rapport à A_2. Notons enfin qu'un deuxième axe-relais, A_5, est apparu (16.6.1977); **7**, A_5 qui a dépassé A_4 atteint une hauteur de 3,20 m. La production d'axes-relais successifs se poursuit (A_6) 31.1.1978.
Les photographies 2-7 ont été réalisées à partir d'un même individu.



Pl. 4. — **Tetracera alnifolia** Willd. Progression en hauteur et multiplication végétative : **1**, progression verticale d'un individu. Remarquez ici l'efficacité de l'enroulement autour du support (21.6.1978); **2**, entrelacement des tiges d'un même individu en faisceaux. En l'absence momentanée de support, ce moyen permet à l'individu de s'élever dans le sous-bois. Mais il est peu performant et n'est en fin de compte qu'un palliatif (29.1.1978); **3**, microspinescence des parties jeunes. Elle contribue probablement à augmenter l'adhérence au support (16.6.1977); **4**, tige rampante présentant une douzaine de petits axes feuillés plus ou moins orthotropes (→) (13.11.1977); **5-6**, enracinement d'une partie de la tige en contact avec le sol. En 6, on voit que les racines (r.) se forment au niveau des axes feuillés (3.4.1979 et 14.11.1977); **7**, par marcottage naturel la tige rampante s'est fractionnée. Ici deux petits axes feuillés orthotropes sont jumelés (29.5.1978); **8**, le terme du processus peut être la séparation complète des petits axes feuillés qui deviennent autant d'individus. Le clone comprend ici neuf individus (29.5.1978).

(18-30 m), le sous-bois étant le plus souvent clairsemé, donc des forêts assez bien structurées et équilibrées. Elle n'est donc pas éliminée par la concurrence une fois le chablis ou la trouée refermée et couvre, en conséquence, une partie importante du cycle sylvigénétique. Cette permanence assez grande dans le milieu ne peut être fortuite. Nous pensons que la stratégie de croissance que développe *T. alnifolia* y contribue largement.

DIFFÉRENTES PHASES DE CROISSANCE

Nous ne reprendrons pas ici dans le détail les faits mentionnés et leur chronologie. Les planches et notamment la figure, auxquelles nous renvoyons, se suffisent à elles-mêmes. Néanmoins quelques remarques et commentaires s'imposent pour bien comprendre ce qui se passe. Le passage de la phase 2 à la phase 3′ (Fig. 5) — ou de la Pl. 3, *1* à la Pl. 3, *2* — ne peut s'expliquer que par un basculement complet de la tige principale sur le sol lorsqu'il n'y a pas de support à proximité immédiate de l'individu. Dans le cas où un support existe c'est la phase 3 qui fait suite à la phase 2. Ceci a son importance car la présence ou l'absence d'un support déterminera à partir de quel moment les processus de marcottage et de fractionnement interviendront. D'ailleurs, il peut se produire qu'ils n'interviennent pas du tout, notamment lorsque la liane dispose de supports en nombre suffisant pour s'élever régulièrement. De toute évidence cette dernière éventualité ne se réalise que dans un nombre limité de situations.

Les photographies de la Pl. 3, *2-7* ont été réalisées à partir d'un même individu. Les dates de prises de vue couvrent une période allant du 24.12.1976 au 31.1.1978, soit près de 25 mois. Nous suivons aujourd'hui encore cet individu. Ces dates sont données à titre indicatif. Il ne serait pas raisonnable de les utiliser pour, par exemple, calculer des vitesses de croissance, car la durée de chaque phase est très variable, compte tenu de l'éventail très large des situations rencontrées *in situ*.

Bien qu'aucune illustration ne lui soit consacrée, une forme de jeunesse existe dans tous les cas. La liane se présente alors constituée d'une seule tige orthotrope de quelques dizaines de cm de hauteur et est couverte presque uniformément par une microspinescence plus ou moins dense, plutôt dense sur la tige et les pétioles des feuilles (Pl. 4, *3*). A partir du moment où l'extrémité de la tige devient lianescente (Pl. 3, *1* et Fig. 5, phase *2*), l'évolution s'accélère et les transformations se succèdent à un rythme rapide.

La lianescence peut intervenir assez tard. Exemple : un individu que nous avons commencé à observer le 28.10.1976 n'est entré en lianescence que le 4.4.1979. Pendant tout ce temps il est resté figé, sa taille comme son diamètre n'ont subi aucune variation. Cette opposition entre forme de jeunesse (dressée, grandes feuilles, entrenœuds courts, peu ou pas de ramification) et forme adulte (lianescente, petites feuilles, entrenœuds longs, des ramifications) existe chez la quasi-totalité des lianes tropicales. CRE-

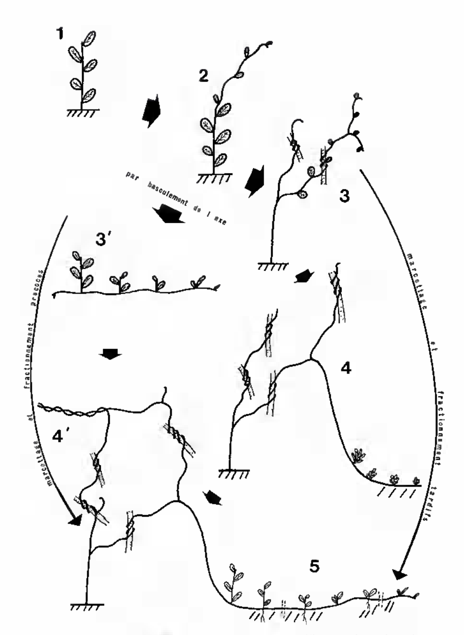


Fig. 5. — **Tetracera alnifolia** Willd. Résumé synoptique des différentes phases de croissance décrites.

MERS et bien d'autres avant nous l'ont signalée. Le passage de l'une à l'autre s'accompagne de changements tels que certains auteurs ont parlé de métamorphose. D'importants travaux y sont consacrés et nous ne ferons ici que les évoquer (HUC, 1975). Chez *T. alnifolia* les caractères de la forme de jeunesse se retrouvent à chaque apparition d'axes nouveaux. CREMERS (1974) signale également ce même retour à la forme de jeunesse chez *Triphyophyllum peltatum* (*Dioncophyllaceæ*).

Tous les axes se comportent de la même manière. La progression verticale assurée par un seul axe lianescent peut être importante et rapide tant qu'il y a utilisation d'un même support. Dès que la progression verticale de l'axe est freinée ou arrêtée, par défaut de support par exemple, il y a émission d'un ou plusieurs axes nouveaux. Ces axes nouveaux qui agissent comme de véritables relais vont plus ou moins rapidement devenir lianescents (la forme de jeunesse peut être de courte durée) et permettre ainsi à l'ensemble de poursuivre son ascension vers le haut. Dans certaines stations particulièrement instables, des hauteurs modestes ne sont atteintes qu'après formation et empilement de plusieurs axes-relais. Pour l'individu que nous avons suivi depuis le 24.12.1976 (Pl. 3), la hauteur atteinte au 31.1.1978 était de 3,20 m pour un empilement de six axes successifs. La partie distale d'un axe peut être horizontale. Mais cette horizontalité n'est que momentanée et occasionnelle, le plus souvent lorsque l'axe est détaché de son support. C'est d'ailleurs cette partie libre de l'individu qui, en poursuivant sa croissance, et par le seul fait de la pesanteur, tombera sur le sol. Le modèle architectural développée par *T. alnifolia* s'apparente vraisemblablement à celui de CHAMPAGNAT (HALLÉ & OLDEMAN, 1970 : 116-117).

Une fois en contact avec le sol, la tige peut poursuivre sa croissance, même sur plusieurs mètres. Les phénomènes de marcottage et de fractionnement pourront alors se produire à tout instant. Cependant il faut signaler que ces tiges rampantes sont particulièrement vulnérables et que la plupart d'entre elles dépérissent à la suite de cassures.

CONCLUSIONS

Nous n'avons pas rencontré de plantules de *T. alnifolia* dans le sous-bois des forêts à voûte fermée. A ce point de vue, l'espèce se situe à l'opposé de lianes telles que *Dalhousiea africana* et *Griffonia physocarpa*, lesquelles présentent, dans les mêmes conditions, une population de plantules en réserve très importante et bien répartie dans le sous-bois. Dans l'hypothèse d'une ouverture soudaine de la forêt, *T. alnifolia* devra donc d'abord y germer, puis s'y implanter et enfin s'y maintenir puisque nous la trouvons à l'âge adulte, de préférence, dans des stations à voûte moyennement haute et refermée, au sous-bois clairsemé. Il faut donc qu'elle dispose de moyens appropriés pour, d'une part, lutter contre une concurrence très forte et, d'autre part, s'adapter à des structures forestières en constante évolution. Son modèle architectural, ses caractères de croissance et sa multiplication

végétative par marcottage nous paraissent constituer des atouts majeurs dans la lutte difficile qu'elle doit mener pour survivre.

REMERCIEMENTS : Nos remerciements s'adressent à l'Université Nationale du Gabon, à A. MOUNGAZI, employé au C.N.R.S. à Makokou, au Laboratoire de Primatologie et d'Écologie Équatoriale du C.N.R.S. (Directeur A. BROSSET) et à nos censeurs pour la circonstance, MM. le Pr. F. HALLÉ et le Dr R. LETOUZEY pour l'aide précieuse qu'ils nous ont apportée.

BIBLIOGRAPHIE

CABALLÉ, G., *en préparation*. — Déterminisme biologique de la répartition géographique de la liane Entada gigas (Mimosoideæ).

CREMERS, G., 1973. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale, *Candollea* 28 : 249-280.

CREMERS, G., 1974. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale, *Candollea* 29 : 57-110.

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R.A.A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, 170 p., Paris.

HUC, R., 1975. — *Contribution à l'étude de la métamorphose chez quelques Angiospermes lianescentes*, D.E.A. Bot. Trop., Montpellier, 36 p.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1954. — *Flora West Tropical Africa*, ed. 2 (R. W. J. KEAY ed.), 1 (1) : 1-295.

OLDEMAN, R. A. A., 1974. — L'architecture de la forêt guyanaise, *Mémoires O.R.S.T.O.M.* 73, 204 p.